

横断山区高山豆属的花粉形态及凉山高山豆的分类学地位*

谢艳萍^{1,2}, 孙航¹, 聂泽龙^{1**}

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650201;

2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 为澄清我国西南横断山区特有属高山豆属 (*Tibetia*) 中凉山高山豆 (*T. liangshanensis*) 的花粉粒形态及其分类学地位, 用电子显微镜重新扫描了本属的花粉粒。报道了除一个可疑种中甸高山豆 (*T. forestii*) 外所有 5 个种的花粉形态, 即高山豆 (*T. himalaica*), 云南高山豆 (*T. yunnanensis*), 凉山高山豆 (*T. liangshanensis*), 黄花高山豆 (*T. tongolensis*) 和亚东高山豆 (*T. yadongensis*)。结果纠正了凉山高山豆的花粉粒形态, 而另外 4 个种的花粉粒与之前的研究基本一致, 仅在形状和大小上稍有差别。本属的花粉粒呈圆球形或近长球形, 表面有穿孔凹陷, 3-孔沟和 4-孔沟两种花粉类型与高山豆属分为两个组相吻合。但我们发现凉山高山豆的花粉是 4-孔沟类型, 而不是之前报道的 3-孔沟类型。另外, 凉山高山豆与中甸高山豆的形态差异明显, 凉山高山豆茎长, 小叶 13 ~ 17 片, 托叶分离, 花冠紫色; 而中甸高山豆茎短, 小叶 7 ~ 9 片, 托叶基部合生, 花冠黄色, 叶片下表皮细胞形态差异明显, 因此我们认为应该将凉山高山豆独立作为一个种, 而不是作为中甸高山豆的异名。

关键词: 花粉形态; 高山豆属; 凉山高山豆; 3-孔沟; 4-孔沟

中图分类号: Q 944, Q 949

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2012)04-326-07

Pollen Morphology of *Tibetia* (Fabaceae) from the Hengduan Mountains, with Emphasis on the Taxonomical Status of *Tibetia liangshanensis*

XIE Yan-Ping^{1,2}, SUN Hang¹, NIE Ze-Long^{1**}

(1 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences,

Kunming 650201, China; 2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: To clarify the pollen morphology and the taxonomical status of *Tibetia liangshanensis* in *Tibetia*, a small genus endemic in the Hengduan Mountains of SW China, we re-examined the pollen morphology of all species of *Tibetia* (except for a plausible species, *T. forestii*) using SEM in this study. The pollen data for *T. liangshanensis* was corrected and the others (*T. himalaica*, *T. yunnanensis*, *T. tongolensis* and *T. yadongensis*) were confirmed. The shapes of *Tibetia*'s pollen grains are spheroidal or subprolate with perforate surfaces. Two types of pollen grains were found (i. e., 3-colporate and 4-colporate), corresponding to two sections recognized in this genus. The results showed that the pollen grain of *T. liangshanensis* is 4-colporate. However, it was reported as 3-colporate pollens and treated as a synonym of *T. forestii*. Morphologically, the two species are very distinct with *T. liangshanensis* in having leaflets 13–17, stipules free and corolla purple, while *T. forestii* with leaflets 7–9, stipules connate at base and corolla yellow. The epidermal characters of the two species are also distinguished under SEM. Therefore, we suggested that *T. liangshanensis* should regain its taxonomical status at the species level.

* 基金项目: 国家自然科学基金 NSFC—云南联合基金项目 (U1136601), 美国 MacArthur 基金项目 (02-73933)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: niezl@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2012-01-12, 2012-05-17 接受发表

作者简介: 谢艳萍 (1985-) 女, 硕士, 主要从事植物系统学与生物地理学研究。E-mail: xieyanping@mail.kib.ac.cn

Key words: Pollen morphology; *Tibetia*; *Tibetia liangshanensis*; 3-colporate; 4-colporate

高山豆属 (*Tibetia* (Ali) Tsui) 是分布于我国西南横断山区的特有多年生草本小属, 隶属于豆科蝶形花亚科山羊豆族中的黄耆亚族。Ali (1962) 将其放于米口袋属 (*Gueldenstaedtia* Fischer.) 的高山豆亚属中, 我国学者崔鸿宾 (1979) 将高山豆亚属独立出来, 成立了高山豆属, 当时只包括 4 个种和 1 个变种。高山豆属根茎发出多数纤细分茎, 分茎具分枝; 托叶抱茎, 先端以下合生并与叶对生; 花柱内曲成直角; 种子平滑有大理石样斑纹而与米口袋属不同。米口袋属的根茎发出的分茎短, 且不分枝, 植株莲座状生长; 托叶分离, 贴生于叶柄基部, 且不与叶对生; 花柱内卷; 种子具凹点 (崔鸿宾, 1979, 1998)。它们的染色体基数有明显而稳定的差异, 高山豆属的染色体基数是 $x=8$ (Nie 等, 2002), 而米口袋属的染色体基数为 $x=7$ (杨德奎, 2002)。这些稳定的特征都支持这两个属的独立性。

根据子房是否被毛、花粉粒 3-孔沟还是 4-孔沟、托叶先端急尖还是顶端圆, 将高山豆属划分为高山豆组 (sect. *Tibetia*) 和裸子房组 (sect. *Glabrae*)。裸子房组包括黄花高山豆 (*Tibetia tongolensis* (Ulbr.) Tsui) 和蓝花高山豆 (*T. coelestis* (Diels) Tsui), 高山豆组包括高山豆 (*T. himalaica* (Baker) Tsui)、亚东高山豆 (*T. yadongensis* Tsui) 和云南高山豆 (*T. yunnanensis* (Franch.) Tsui)。花粉粒的形态在高山豆属和米口袋属的定界以及高山豆属内分组处理时显示了非常重要的价值。Zhu (2005a, b) 对高山豆属内几个种的花粉粒扫描并不支持《中国植物志》中的处理, 他认为蓝花高山豆具有 4-孔沟的花粉粒, 且仅仅子房光滑和云南高山豆相区别, 而将其作为云南高山豆的变种 *T. yunnanensis* var. *coelestis* (Diels) X. Y. Zhu, 并置于高山豆组中。而亚东高山豆因为具有 3-孔沟的花粉粒而与黄花高山豆同置于裸子房组中。另外, 他认为凉山高山豆 (*T. liangshanensis* P. C. Li) 因为仅花色与中甸高山豆 (*T. forrestii* (Ali) P. C. Li) 不同而作为它的异名, 且花粉粒为 3-孔沟类型, 属于裸子房组的一员。

但在高山豆属中比较有争议的是中甸高山豆

和凉山高山豆这两个种的关系以及它们的分类地位。巴基斯坦植物学家 S. I. Ali 描述了 *Gueldenstaedtia forrestii* Ali 这个种, 其当时是米口袋属中高山豆亚属的一个成员 (Ali, 1962)。李沛琼 (1989) 基于喜马拉雅-横断山区的标本, 将 Ali 描述的 *G. forrestii* 归为高山豆属并赋予新名称中甸高山豆 (*T. forrestii* (Ali) P. C. Li), 同时还描述了一个新种凉山高山豆 (*T. liangshanensis*), 而且认为凉山高山豆因为茎高 15 ~ 25 cm, 小叶数目较多, 花冠紫色可与中甸高山豆相区别 (李沛琼, 1989)。然而, Zhu (2005a, b) 认为这两个种之间的差别仅仅在于花色的不同, 而将凉山高山豆作为中甸高山豆的异名看待, 并根据凉山高山豆的花粉粒结果将它们置于 3-孔沟花粉粒的裸子房组中。考虑到他的研究中凉山高山豆花粉粒的观察视角不正而只能看到 3 个孔沟, 且根据花粉粒的对称性推测它极有可能是四孔沟。所以, 我们认为有必要重新检查凉山高山豆的花粉形态和它与中甸高山豆的关系。另外, 由于中甸高山豆花粉材料的缺乏, 我们补充它与另外两个相关种 (凉山高山豆和云南高山豆) 的叶表皮电镜扫描, 期望能更全面地了解中甸高山豆和凉山高山豆、云南高山豆的联系。本研究将重新研究高山豆属所有种的花粉形态, 并综合叶表皮微形态特征来修正凉山高山豆在本属中的系统地位。

1 材料与方法

用于电子显微镜观察的花粉取自昆明植物研究所标本馆 (KUN) 的标本。凭证标本的采集信息列于表 1 中。我们的取样除了可疑的中甸高山豆外, 包括了该属所有比较确定的其它 5 个种, 即高山豆、凉山高山豆、云南高山豆、亚东高山豆和黄花高山豆。在解剖镜下剖离花朵, 收集花药至无水乙醇中, 用解剖针将花药捣碎, 常温静置 3 ~ 4 min, 离心后弃上清, 重复操作 2 ~ 3 次。加入少量无水乙醇, 滴管吹匀后吸取一滴到上样台的导电双面胶上。待酒精挥发完, 并确保有相当数量和均匀分布的花粉粒后, 真空干燥, 镀膜, 并入境扫描拍照。主要观察极面、赤道面和局部花粉粒外壁, 所用电子显微镜是日立-S-4800。花粉大小的测量和统计数均为 20 粒。取量最大、最小和平均值表示其变化幅度。大小以极轴长 (P) × 赤道轴长 (E) 表示, 花粉的形状用极

表1 凭证标本采集信息

Table 1 Voucher information of specimens examined in this study

种名 Species	采集地 Locality	凭证标本 Voucher
高山豆 <i>T. himalaica</i> (Baker) Tsui	四川, 康定 Kangding, Sichuan	聂泽龙(Z. L. Nie)-Nie 3080 (KUN)
云南高山豆 <i>T. yunnanensis</i> (Franch.) Tsui	云南, 中甸 Zhongdian, Yunnan	谢艳萍(Y. P. Xie)-XYP 299 (KUN)
	云南, 维西 Weixi, Yunnan	MacArthur-Tibet 1610 (KUN)
	云南, 丽江 Lijiang, Yunnan	MacArthur-Tibet 963 (KUN) *
黄花高山豆 <i>T. tongolensis</i> (Ulber.) Tsui	云南, 香格里拉 Shangrila, Yunnan	MacArthur-Tibet 2329 (KUN)
亚东高山豆 <i>T. yadongensis</i> Tsui	西藏, 林芝 Linzhi, Xizang	MacArthur-Tibet 3004 (KUN)
凉山高山豆 <i>T. liangshanensis</i> P. C. Li	四川, 昭觉 Zhaojue, Sichuan	谢艳萍(Y. P. Xie)-XYP 540 (KUN) *
中甸高山豆 <i>T. forrestii</i> (Ali) P. C. Li	云南, 中甸 Zhongdian, Yunnan	青藏队-2019 (PE) *

说明: 带*的3个个体用于叶表皮电镜扫描观测

Notes: The three taxon indicated with * were used for epidermis SEM scanning

轴长和赤道轴长的比值(P/E)来衡量。花粉层次的划分及花粉形态的描述参照额尔特曼的标准(中国科学院植物研究所古植物研究室孢粉组译, 1978)。高山豆属3个种(凉山高山豆, 中甸高山豆, 云南高山豆)的叶表皮形态的电子显微镜观察所用的材料附于表1中。将叶片直接除尘, 切取叶片中部一小块合适大小的干净叶片固定在样品台上, 经喷金镀膜后直接在电镜下观察拍照。以下表皮性状为主要参考指标。

2 结果

2.1 花粉电镜扫描结果

在高山豆属中有两种花粉类型, 3-孔沟和4-孔沟。高山豆、凉山高山豆和云南高山豆的花粉属于4-孔沟, 而其他的种, 亚东高山豆和黄花高山豆的花粉属于3-孔沟。它们的大小要比之前的研究结果大; 形状呈圆球形和近长球形, 尤以圆球形的花粉粒居多, 花粉粒外壁都有密集的穿孔凹陷; 萌发沟长, 几乎能到达两极; 萌发孔基本上都排列在萌发沟的中间, 也就是花粉的赤道位置上(图1), 每个种的具体结果描述如下:

高山豆 *Tibetia himalaica* (Baker) Tsui

(图1: 1~4)

材料于2010年9月8日采自四川省康定县, 海拔3700 m的草甸上。多年生草本, 分茎明显, 托叶大, 密被长柔毛, 小叶9~13片, 圆形至椭圆形、宽倒卵形至卵形, 顶端微缺, 被毛, 伞形花序1~3朵花, 花冠深蓝紫色, 子房被长柔毛。花粉粒4-孔沟, 与Zhu(2005a)的结果一致。花粉粒大小为18.24~19×20.36~21.28 μm, 属于小花粉粒, P/E=1.12, 圆球形(spheroidal), 极面观呈圆正方形。

dal), 极面观呈圆正方形。

凉山高山豆 *Tibetia liangshanensis* P. C. Li

(图1: 5~8)

材料于2011年5月28日采自模式产地四川省昭觉县, 海拔2900 m左右的山坡上。多年生草本, 分茎长达15~25 cm, 托叶大, 离生, 小叶13~17片(或者更多), 长卵圆形, 顶端微缺被毛, 伞形花序3~4朵花, 花冠紫色, 子房被柔毛。花粉粒4-孔沟, 与Zhu(2005a)报道的3-孔沟结果不同。花粉粒大小为20.71~21.28×20.24~20.43 μm, 属于小花粉粒, P/E=1.03, 圆球形(spheroidal), 极面观呈圆形或圆正方形。

云南高山豆 *Tibetia yunnanensis* (Franch.) Tsui

(图1: 9~13)

扫描的两份标本分别于2007年7月31日采自云南维西县, 海拔3278 m的路边, 2011年6月26日采自云南中甸县, 海拔3000 m的草坡上。多年生草本, 分茎发达、纤细、节间明显, 托叶于节间抱茎, 基部合生并与叶对生, 小叶3~7(~9)片, 圆倒卵形至倒心形, 顶端截形或微缺, 伞形花序1~2朵花, 花冠紫色; 子房被毛。花粉粒4-孔沟, 与Zhu(2005a)的结果一致。花粉粒大小为20.21~20.51×17.70~20.41 μm, 属于小花粉粒, P/E=1.02, 圆球形(spheroidal), 极面观呈圆形或圆正方形。

亚东高山豆 *Tibetia yadongensis* Tsui

(图1: 14~16)

标本于2009年6月28日采自西藏林芝, 海拔3323 m的路边荒地。多年生草本, 分茎长而

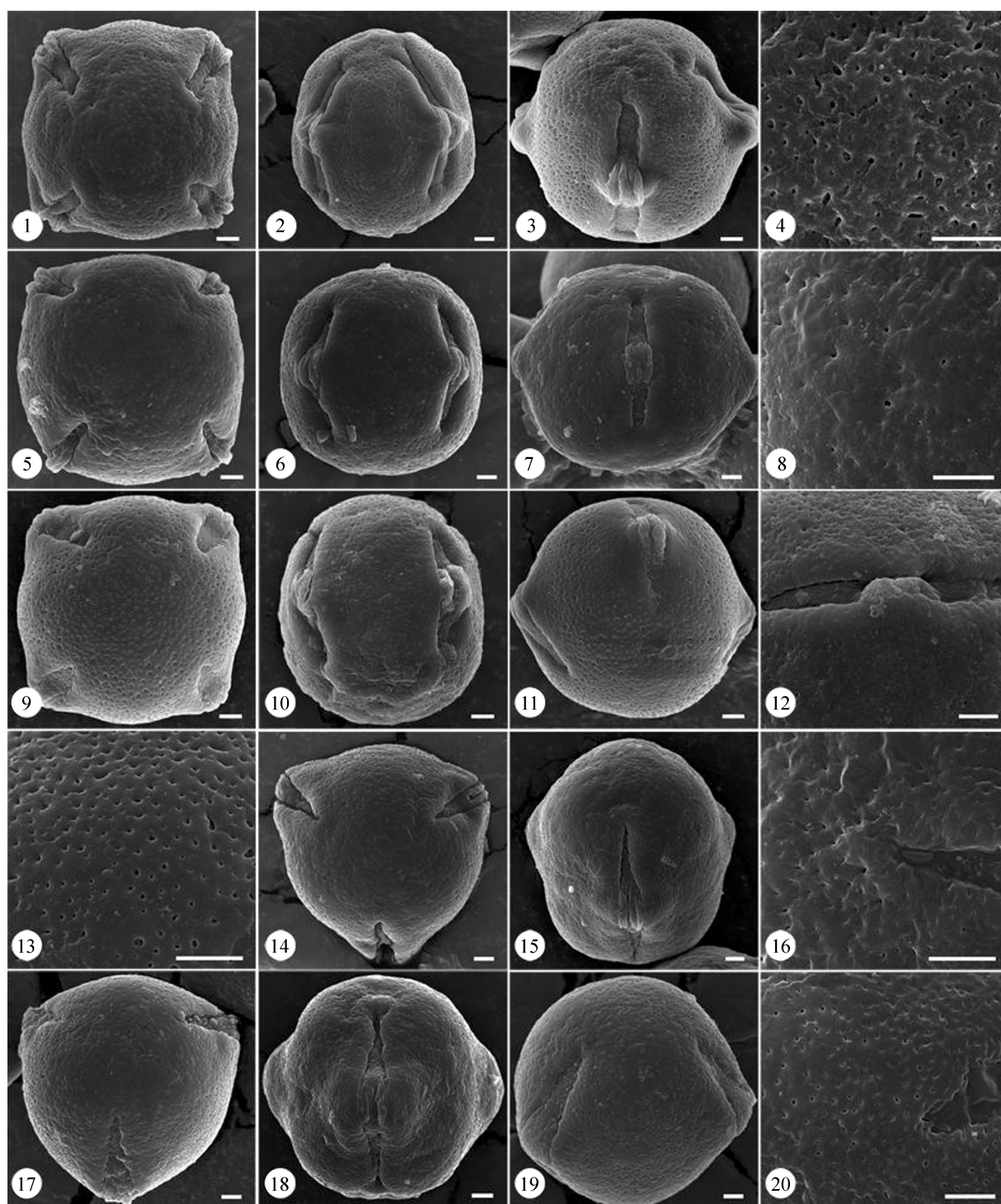


图1 高山豆属的花粉形态

1~4. 高山豆；5~8. 凉山高山豆；9~13. 云南高山豆；14~16. 亚东高山豆；17~20. 黄花高山豆。标尺为2 μm
(1、5、9、14、17是极面观；2、3、6、7、10、11、15、18、19是赤道观；4、8、12、13、16、20为放大后的花粉表面观)

Fig. 1 The pollen morphology of *Tibetia*

1-4. *T. himalaica*; 5-8. *T. liangshanensis*; 9-13. *T. yunnanensis*; 14-16. *T. yadongensis*; 17-20. *T. tongolensis*.

Scale bar=2 μm (1, 5, 9, 14, 17. Polar view; 2, 3, 6, 7, 10, 11, 15, 18, 19. Equatorial view;

4, 8, 12, 13, 16, 20. High magnification)

有分枝，常伏地生根，托叶下面 1/3 合生，小叶 7~15 片，椭圆形至倒心形，先端深裂直至几二裂状，伞形花序 1~2 朵花，花冠紫色，子房被毛。花粉粒 3-孔沟，与 Zhu (2005a) 的结果基本一致。花粉粒大小 $23.89 \sim 24.32 \times 21.00 \sim 21.33 \mu\text{m}$ ，属于小花粉粒， $P/E = 1.15$ ，近长球形 (subprolate)，极面观呈圆形或三角形。

黄花高山豆 *Tibetia tongolensis* (Ulbr.) Tsui (图 1: 17~20)

材料于 2009 年 6 月 16 日采自云南香格里拉，海拔 3 586 m 的路边草地。多年生草本，分茎纤细，托叶大，分离，小叶 5~9 片，倒卵形或宽卵形，先端截形至微缺，伞形花序 2~3 朵花，花冠黄色；子房光滑。花粉粒 3-孔沟，与 Zhu (2005a) 的结果基本一致。花粉粒大小为 $20.22 \sim 21.10 \times 20.46 \sim 22.19 \mu\text{m}$ ，属于小花粉粒， $P/E = 1.00$ ，圆球形 (spheroidal)，极面观呈圆形或三角形。

2.2 叶表皮电镜扫描结果

电镜扫描结果发现中甸高山豆、凉山高山豆和云南高山豆 3 个种的下表皮气孔都是长椭圆形，角质层均为平滑状。但在蜡被性状上，中甸高山豆和云南高山豆相似，蜡被都有大量鳞片状附属物，而凉山高山豆蜡被光滑无附属物 (图 2)。

3 讨论

高山豆属的花粉形态呈圆球形或近长球形，与之前 Zhu (2005a) 的研究结果略微不同，可能是由于测量误差或依据的划分标准不同所导致的。花粉的两种类型将高山豆属分成了两个组，3-孔沟的裸子房组 (包括黄花高山豆和亚东高山豆)，4-孔沟的高山豆组 (包括高山豆，云南高山豆和凉山高山豆)。形态上，高山豆组的托叶顶端尖，而裸子房组中托叶大多顶端圆。高山豆属的姊妹类群米口袋属的花粉形态都是 3-孔沟 (Zhu, 2005a)，因此具有 4-孔沟的花粉粒的高山豆、云南高山豆和凉山高山豆，可能是高山豆属中较为进化的种。在之前的研究中，凉山高山豆的花粉形态曾被描述成 3-孔沟并置于裸子房组中 (Zhu, 2005a)。我们重新扫描了来自模式产地——四川省昭觉县解放沟的花粉。结果清楚地发现它的花粉为 4-孔沟，且托叶顶端尖，凉山高山豆无疑应该是高山豆组的成员之一。

Zhu (2005b) 认为凉山高山豆仅因为具有紫色花和中甸高山豆不同，将其作为中甸高山豆的异名，我们检查了凉山高山豆和中甸高山豆的模式标本，发现这两个种之间的差异是非常显著的 (图 3，表 2)。除花色不同外，凉山高山豆具

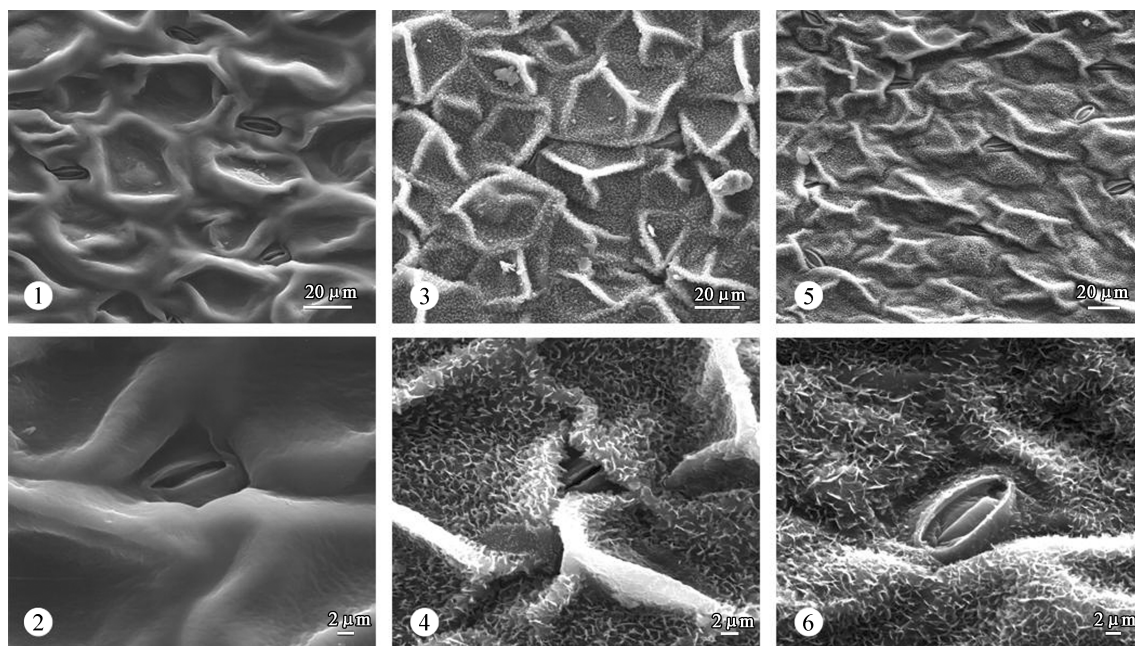


图 2 电子显微镜下凉山高山豆 (1, 2)、中甸高山豆 (3, 4) 和云南高山豆 (5, 6) 的叶表皮形态特征

Fig. 2 The epidermal characters of *T. liangshanensis* (1, 2), *T. forrestii* (3, 4) and *T. yunnanensis* (5, 6) under SEM

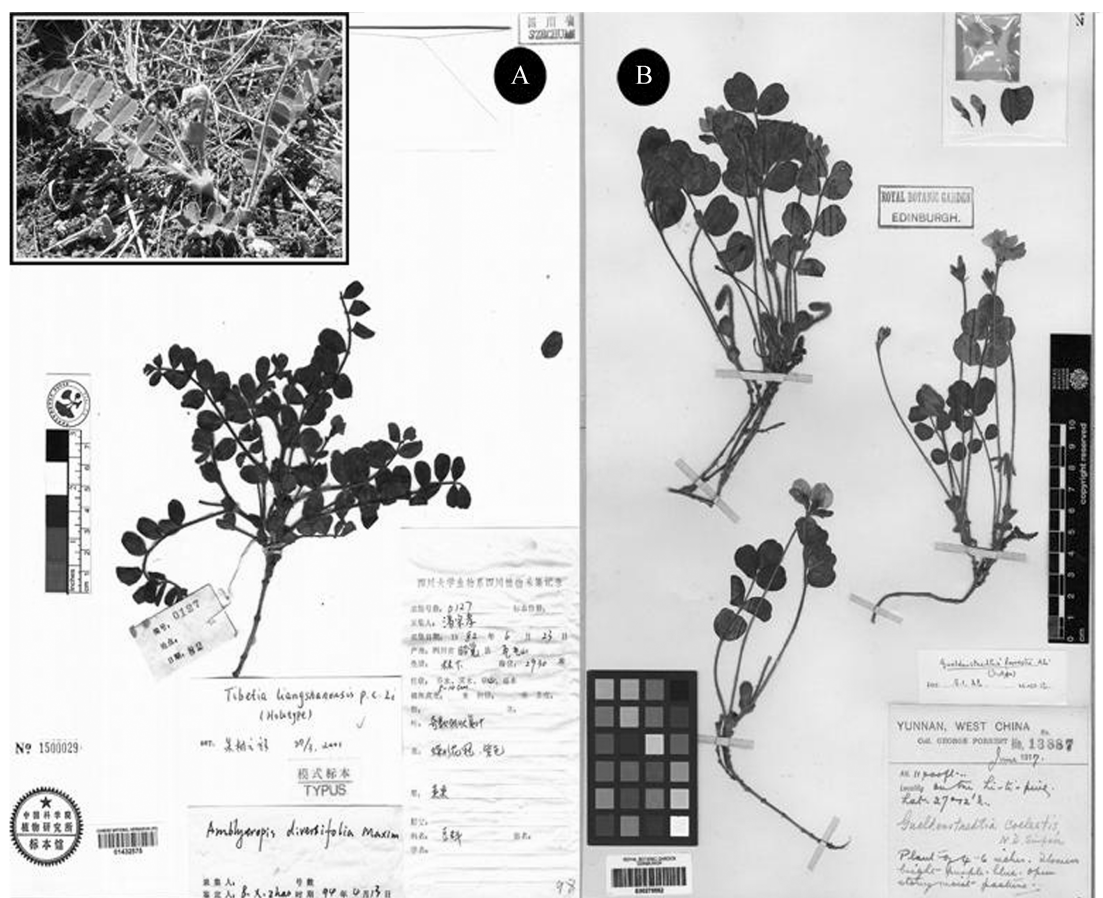


图3 凉山高山豆与中甸高山豆的形态比较

A 为四川省昭觉县凉山高山豆的模式标本及野外照片；B 是中甸高山豆的模式标本，采自云南省中甸

Fig. 3 Morphological comparison between *T. liangshanensis* and *T. Forrestii*

A: The type specimen of *T. liangshanensis* with field picture from Zhaojue, Sichuan Province;

B: The type specimen of *T. Forrestii* from Zhongdian, Yunnan Province

表2 凉山高山豆、中甸高山豆和云南高山豆的形态比较

Table 2 Comparison of the morphology of *T. liangshanensis*, *T. Forrestii* and *T. yunnanensis*

种名 Species	茎长 Stems/cm	小叶 Leaflets/pairs	花 Flowers	托叶 Stipules	花粉粒 Pollen grains	下表皮 Abaxial epidermis
凉山高山豆 <i>T. liangshanensis</i> P. C. Li	15 ~ 25	6 ~ 8	蓝紫色 Purple	分离 Free	4-孔沟 4-colporate	光滑，无附属物 Smooth, with no appendicle
中甸高山豆 <i>T. Forrestii</i> (Ali) P. C. Li	5 ~ 15	3 ~ 4	黄色 Yellow	基部合生 Connate at base	未知 Unknown	有大量鳞片状附属物 With mass squama
云南高山豆 <i>T. yunnanensis</i> (Franch.) Tsui	5 ~ 15	1 ~ 3 (~ 4)	蓝紫色 Purple	基部合生 Connate at base	4-孔沟 4-colporate	有大量鳞片状附属物 With mass squama

有较长的分茎（15 ~ 25 cm），小叶数目明显很多（6 ~ 8 对），托叶分离，而中甸高山豆的分茎较短（约 5 ~ 15 cm），小叶数目较少（3 ~ 4 对），且具有基部合生的托叶。这些形态特征在高山豆属中都是用以界定种与种的重要特征，它们之间

的区别足以将凉山高山豆和中甸高山豆种区分开。此外，中甸高山豆和凉山高山豆的叶表皮特征也存在非常明显的差别，电子显微镜下凉山高山豆的角质层平滑，蜡被光滑没有附着物，而中甸高山豆角质层平滑，蜡被有大量鳞片状附着物

(图2)。叶表皮形态是一个比较稳定的特征,在植物分类学研究中有重要的作用(Baranova, 1992)。形态特征和叶表皮微形态特征的显著差别都支持它们应该是两个不同的种。此外,中甸高山豆产云南西北部,而凉山高山豆目前仅发现产自四川省西南部凉山州昭觉县。因此我们认为应该将凉山高山豆作为一个独立的种,而不是中甸高山豆的异名。

然而,无论标本还是野外活体,我们都没有得到中甸高山豆的花粉材料,所以无从得知它的花粉粒形态。中甸高山豆的模式标本于1917年6月采自中国云南省中甸(采集号为Forrest 13887),这个种的标本数量非常少,目前仅有青藏队(采集号为2019)于1981年7月采自云南省中甸县尼西公社(今尼西乡)的一号标本,且都无花。就标本形态而言,中甸高山豆形态上和云南高山豆非常相似,它们的小叶都是(3)~7~9片,托叶倒卵形,基部合生,中甸高山豆仅在黄色的花冠而与蓝紫色的花冠的云南高山豆相区别(表2)。从电子显微镜观测到的表皮结构特征来说,中甸高山豆和云南高山豆的形态非常相似,角质层都是平滑状,蜡质层都有大量的鳞片状附属物(图2)。而且我们在多次涉及到滇西北的野外调查中都没有看到过中甸高山豆,因此我们推测它很可能是云南高山豆的一个形态非常相似的变种。此外,中甸高山豆分布区嵌于云南高山豆分布的范围(云南及四川西部)中,这也从另一方面支持这种假设。

〔参考文献〕

- 中国科学院植物研究所古植物室孢粉组译(Erdtman G, 1969), 1978. 孢粉学手册(*Handbook of Palynology*) [M]. 北京: 科学出版社, 22—25
- Ali SI, 1962. A taxonomic revision of the genus *Gueldenstaedtia* Fisch [J]. *Candollea*, **18**: 137—159
- Baranova M, 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants [J]. *The Botanical Review*, **58** (1): 49—99
- Cui HB (崔鸿宾), 1979. Revisio *Gueldenstaedtia* sinensis et genus novum affine eae-Tibetia (Ali) H. P. Tsui [J]. *Bulletin of Botanical Laboratory of North-Eastern Forestry Institute* (东北林学院植物研究室东北林学院增刊), **5**: 32—58
- Cui HB (崔鸿宾), 1998. *Gueldenstaedtia* Fischer and *Tibetia* (Ali.) Tsui. [A]. In: *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志) [M]. Beijing: Science Press, **42** (2): 146—163
- Li PQ (李沛琼), 1989. New taxa and combinations of Fabaceae from Hengduan Mountains [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **11** (3): 285—302
- Nie ZL, Gu ZJ, Sun H, 2002. Cytological study of *Tibetia* (Fabaceae) in the Hengduan Mountains region, China [J]. *Journal of Plant Research*, **115** (1): 17—22
- Yang DK (杨德奎), 2002. The karyotype analysis of *Gueldenstaedtia* from Shandong [J]. *Guihaia* (广西植物), **22** (4): 349—351
- Zhu XY, 2005a. Pollen and seed morphology of *Gueldenstaedtia* and *Tibetia* (Leguminosae)—with a special reference to the taxonomic significance [J]. *Nordic Journal of Botany*, **23** (3): 373—384
- Zhu XY, 2005b. A taxonomic revision of *Tibetia* (Leguminosae; Papilionoideae; Galegeae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **148** (4): 475—488